ECOLOGIA

COMUNIDADES ACUATICAS ALTOANDINAS — I
VEGETACION SUMERGIDA Y DE RIBERA EN EL LAGO DE TOTA, BOYACA, COLOMBIA

ORLANDO RANGEL-CH. [1]
JAIME AGUIRRE-C. [1]

INTRODUCCION

Generalidades.

Dentro de los ambientes lénticos altoandinos en Colombia el Lago * de Tota ocupa lugar preferencial por su importancia como recurso biótico, paisajístico y socio-económico. Está localizado sobre la Cordillera Oriental en el Departamento de Boyacá a una altitud de 3.020 m. Las coordenadas geográficas de la cuenca son: 5° 28' 13", 5° 39' 14" N; 72° 51' 38" y 73° 0' 0" W de Greenwich (Pérez-P. 1976).

El lago propiamente dicho tiene una superficie de 5.620 hectáreas y almacena un volumen de 1.920 millones de metros cúbicos de agua. La profundidad máxima es de 67.04 m y la media de 34.16 m (Acerías Paz del Río-Inderena 1971).

Corresponde a lo que geológicamente se conoce como un valle ahogado de la morfología y su origen (tectónico) se asocia con los movimientos estructurales que formaron la Cordillera Oriental. Estratigráficamente (Groose, 1928) están representadas las formaciones Villeta (Sureste y Noreste de Aquitania), Guadalupe (Sur, Oeste) y Guaduas (cercanías de Playa Blanca, Oeste).

El Llano de Aquitania (parte plana, costado Este) se considera como un depósito sedimentario (Cuaternario) formado por el río Tobal y quebradas vecinas. La cuenca hidrográfica alcanza hasta los 3.700 m s.n.m.; en ella se establecen diversas comunidades vegetales que pertenecen a las formaciones Selva Andina-alta, Subpáramo y Páramo (según Cuatrecasas, 1958). Estas comunidades con un enfoque ecológico y fitosociológico serán tratadas posteriormente en otra publicación. Los aspectos geológicos y estratigráficos son discutidos por Groose (1928); los hidrográficos y socio-económicos por Pérez-P. (1973, 1976).

---

[1] Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Universidad Nacional. Apartado 7495, Bogotá, D. E., Colombia.

* Según Ringuelet, A., 1962, un lago debe tener una región profunda o béntica sin la vegetación de hidrófitas arraigadas y emergentes que caracterizan a la región litoral a modo de anillo vegetal más o menos extenso.

La temperatura media ambiental para la región es de 10.9° C con valores de 15.5° C para la media máxima y 4.6° C para la media mínima. La precipitación anual varía entre 650 mm (región Oeste) y 860 mm (región Este), (según reportes del Himat). Un estudio limnológico detallado del lago no existe. Mediciones parciales del Oxígeno disuelto y temperatura (oxímetro YSI, modelo 54BP) se efectuaron en febrero de 1980 (curso de campo II, Departamento de Biología, Universidad Nacional). Un breve resumen de temperatura en gradientes de profundidad se consigna en la tabla 1. En este artículo se presentan las condiciones ecológicas y fitosociológicas de la vegetación acuática macroscópica sumergida-emergente y de ribera, con base en las observaciones y trabajo de campo adelantados por los autores en 1976 y por Rangel en 1980.

Materiales y métodos.

En el estudio de la *vegetación sumergida* es difícil la aplicación de una determinada metodología en sentido estricto, debido a las condiciones de un ambiente léntico tales como oleaje, visibilidad y profundidad. A continuación se incluye un resumen de la metodología utilizada, la cual se definió previa consulta del mapa batimétrico del lago y de viajes exploratorios:

a) Elección de una zona ("stand") mediante observaciones con una caja de madera (visor) con fondo de vidrio, cuyas dimensiones son 50 cm de largo, 30 cm de ancho y 80 cm de alto; b) Determinación y trazado de un transecto (arco radial) mediante cables con boyas dispuestas cada cinco metros desde la orilla (vegetación de ribera) hasta unos 70 m e incluso 100-120 m dentro del espejo de agua, en sitios poco profundos donde el fondo casi plano se extiende hasta unos 500-700 m, la distancia se estimó visualmente; c) Inspecciones detalladas en los sitios escogidos según profundidad, oleaje (suave, mediano, fuerte), visibilidad (disco Sechi) y penetración de la vegetación.

Hasta donde la visibilidad lo permitió se utilizó el visor; la exploración se continuó mediante dragado (draga Eckman) y como carácter sociológico se utilizó la escala combinada de abundancia-dominancia propuesta por Braun-Blanquet (1950).

Se investigaron 22 estaciones (stands) en toda la hoya y con base en la composición florística y profundidad se determinaron las asociaciones y alianzas reseñadas en la tabla 2. En la figura 1 se muestra la distribución general por estaciones y tipos de vegetación. Con el fin de correlacionar estas asociaciones con las características del sustrato se realizaron análisis físico-químicos de los medios suelo y agua. Los resultados se consignan en las tablas 3 y 4 respectivamente.

Para el estudio de la *vegetación de ribera* se siguieron los lineamientos propuestos por Braun-Blanquet (1950) y Cain & Castro (1971). Así, las áreas mínimas calculadas fueron: *Junco microcephali-Scirpetum californicae* 10 m^2; *Epilobio denticulatae-Typhetum latifoliae* 6 m^2 y *Verbeno hispidae-Scirpetum gigantei* 4 m^2.

El arreglo florístico de la alianza y de las asociaciones se presenta en la tabla 5. El primer valor sociológico representa presencia y el segundo abundancia-cobertura. El ordenamiento es según Mueller-D. & H. Ellemberg (1974) y para la nomenclatura de las asociaciones se tuvo en cuenta a Barkman et al. (1976). Los resultados físico-químicos del sustrato en el cual se establece cada asociación aparecen en la tabla 3.

Finalmente el espectro biotipológico de las comunidades sumergidas y de ribera se realizó según los sistemas propuestos por *Danserau* (in Cain & Castro 1971) y Luther-Durietz (in Den Hartog & Segal 1964), (tabla 6).

RESULTADOS

Características térmicas.

La temperatura superficial del agua (25 cm de profundidad) muestra una oscilación diaria de 2.5° C, con un valor máximo (17.5° C) alcanzado cerca del medio día y un mínimo (14.95° C) en la mañana (05:00 h). Para cuatro estaciones (localidades) analizadas, el gradiente térmico resultante muestra una diferencia de 1.5° C entre la temperatura superficial y la temperatura de la profundidad máxima alcanzada con la termosonda (12 metros).

Un estudio detallado permitirá establecer con precisión las zonas de estratificación térmica que seguramente existen en el lago.

Vegetación sumergida.

Myriophyllo elatinoides - Potamion illinoiensis all. nov.

Especies características: *Potamogeton illinoiensis* y *Myriophyllum elatinoides* (Tabla 2).

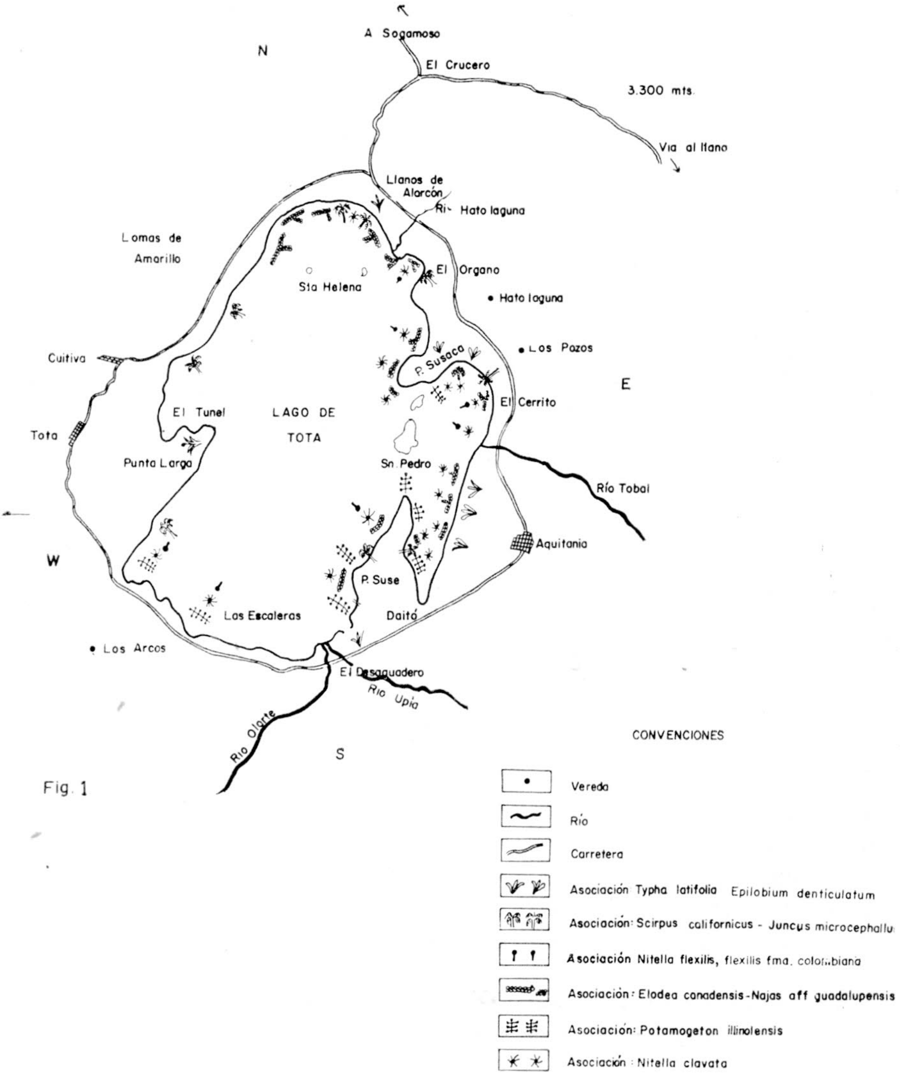

A Sogamoso
N
El Crucero
3.300 mts.
Via al llano
Llanos de Alarcón
Ri
Hato laguna
Lomas de Amarillo
Sta Helena
El Organo
Hato laguna
Los Pozos
P. Susaca
E
Cuitiva
El Cerrito
El Tunel
LAGO DE TOTA
Tota
Punta Larga
Sn. Pedro
Río Tobal
Aquitania
W
P. Suse
Los Escaleras
Daitó
Los Arcos
El Desaguadero
Río Upía
Río Olarte
S
CONVENCIONES
Vereda
Río
Carretera
Asociación Typha latifolia Epilobium denticulatum
Asociación: Scirpus californicus - Juncus microcephallu
Asociación Nitella flexilis, flexilis fma. colombiana
Asociación: Elodea canadensis-Najas aff guadalupensis
Asociación: Potamogeton illinolensis
Asociación: Nitella clavata

Fig. 1

FIGURA 1. Localización aproximada de las Asociaciones vegetales acuáticas estudiadas en el Lago de Tota.

Asociaciones: *Najo guadeloupensis - Elodetum canadensis* y *Myriophyllo elatinoides - Potametum illinoiensis* (ass. tipica).

Ecología: Se establece en sustratos arenosos y limosos (cenagosos) con oleaje desde moderado hasta fuerte. Comprende tipos de vegetación sumergida-emergente entre 0-10 metros de profundidad.

Asociación *Najo guadeloupensis - Elodetum canadensis* ass. nov. (Fig. 2).

Composición: Especies características son *Elodea canadensis, Najas* aff. *guadeloupensis* y *Spyrogyra* sp. Las dos primeras son amplias dominantes, con altos valores de cobertura-dominancia. Florísticamente está muy relacionada con la asociación *Myriophyllo elatinoides-Potametum illinoiensis.*

Entre las especies diferenciales figuran *Crassula paludosa* y *Callitriche* cf. *nubigena.* Como acompañante se encuentra *Myriophyllum brasiliense.*

Ecología: Se establece en bahías con oleaje suave en profundidades desde o hasta 8 m. Al distribuirse en lugares planos puede penetrar ampliamente en el espejo de agua; en algunos casos alcanza casi 1000 m desde la orilla y tapiza completamente el fondo del lago.

La forma de crecimiento de la especie dominante (superposición de brotes) le permite formar masas compactas que impiden el desarrollo de otras especies al controlar los requerimientos lumínicos *. De igual manera, esta forma de crecimiento le permite hacerse emergente en extensas áreas, ocasionar problemas a la navegación deportiva y, probablemente, participar en el proceso lento del levantamiento del lecho. En ciertas estaciones (Llanos de Aquitania) se observó un aumento en la cobertura-dominancia para *Najas* aff. *guadeloupensis* debido tal vez al cambio brusco en profundidad y a la mayor turbidez del medio por las descargas del río Tobal.

Asociación *Myriophyllo elatinoides - Potametum illinoiensis* ass. nov. (Fig. 3).

Composición: Las especies características son *Potamogeton illinoiensis, Myriophyllum elatinoides, Isoetes boyacensis* y *Cylindrocapsa* sp. La especie dominante (*Potamogeton illinoiensis*) muestra valores altos de cobertura-dominancia (4-5).

Como especies acompañantes se encontraron *Lilaeopsis schaffneriana* y *Drepanocladus exannulatus.* El número de especies por levantamiento varía entre 4 y 7.

---

* Esta fue la causa principal para no poder examinar el sustrato en el cual se establece la asociación.

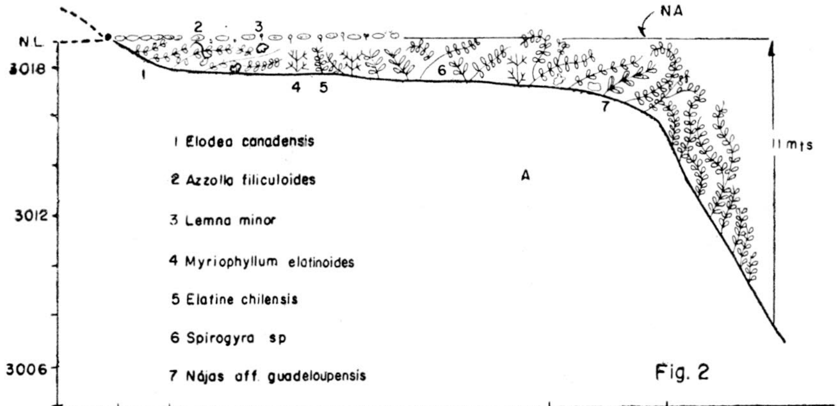

NA
N.L.
3018
3012
3006
1
2
3
4
5
6
7
A
11 mts
1 Elodea canadensis
2 Azzolla filiculoides
3 Lemna minor
4 Myriophyllum elatinoides
5 Elatine chilensis
6 Spirogyra sp
7 Nájas aff. guadeloupensis

Fig. 2

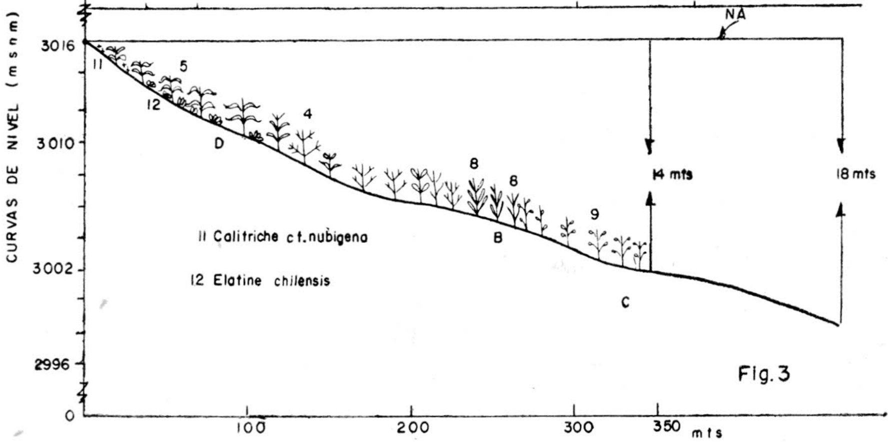

NA
CURVAS DE NIVEL (m s n m)
3016
3010
3002
2996
0
11
12
5
4
D
8
8
9
B
C
14 mts
18 mts
11 Calitriche cf. nubigena
12 Elatine chilensis
100
200
300
350 mts

Fig. 3

FIGURA 2. Perfil de la Asociación Najo guadalupensis - Elodetum canadensis (A)
Lugar: Llanos de Alarcón. Dirección: W - NE.

FIGURA 3. Perfil de la Asociación Myriophyllo elatinoides - Potametum illinoiensis (D)
Asociación Nitelletum clavatae (B), Asociación Nitelletum flexilis (C)
Lugar: Los Arcos. Dirección: E - W.

Ecología: Se establece en lugares con oleaje desde moderado hasta fuerte. El sustrato varía de franco-arenoso a arenoso y hasta guijarroso. La máxima profundidad a la cual se encuentra es de 12 metros. En estos sustratos dominan *Potamogeton illinoiensis* y *Myriophyllum elatinoides* que eliminan a su competidor más cercano, *Elodea canadensis*. El fuerte oleaje remueve continuamente el fondo y deposita sobre los verticilos foliares de *Elodea* granos de arena que disminuyen su área de actividad fotosintética. La forma de vida y la superficie de exposición influye también; en el caso de *Myriophyllum elatinoides*, estrategias apropiadas le permiten establecerse aun entre las fisuras de las rocas en lugares con fuerte oleaje. En general la asociación prefiere sitios en los cuales el lago toma la forma de "batea" muy cerca a la orilla.

Condiciones del sustrato: El sustrato sólido en que se establece presenta valor alto en Nitrógeno total (1.03%) y medio en Materia Orgánica y relación C/N. Aunque el contenido en Fósforo es bajo, el suministro de nutrientes es muy alto al igual que la cantidad absoluta de Ca, Mg y K. El pH (5.1) es ácido. El análisis textural lo sitúa como franco-arenoso (tabla 3). Estos valores (sustrato sólido) muestran concordancia con los hallados en los análisis de agua. En el medio acuoso los valores para Ca, Mg y NO_3 son mayores que para las restantes asociaciones estudiadas. El pH es 8 (tabla 4). De los dos tipos de vegetación sumergida cuyo sustrato se analizó, esta asociación es la que mejores condiciones de nutrientes presenta, pues no se observa en ella deficiencia en elemento alguno.

Sucesionalmente sería una condición distrófica aunque su relación con *Scirpus californicus* hace pensar en una condición contraria (oligotrófica). No se descarta la influencia que pueda tener en los resultados el suministro de alguno de estos elementos en la descarga de aguas negras que efectúa el río Tobal en los sitios muestreados.

Nitellion clavatae - flexilis Rangel & Aguirre Prov.

Especies características: *Nitella clavata, Nitella flexilis* var. *flexilis* fma. *colombiana*.

Asociaciones: *Nitelletum clavatae* (ass. tipica)
Nitelletum flexilis.

Asociación: *Nitelletum clavatae* ass. nov. (Tabla 2, Fig. 4).

Composición: La especie característica es *Nitella clavata*. Como acompañantes se registraron *Elodea canadensis, Potamogeton illinoiensis* y *Myriophyllum elatinoides*. Esporádicamente se censaron las algas *Dichotomosiphon* cf. *tuberosum* y *Calothrix* sp.

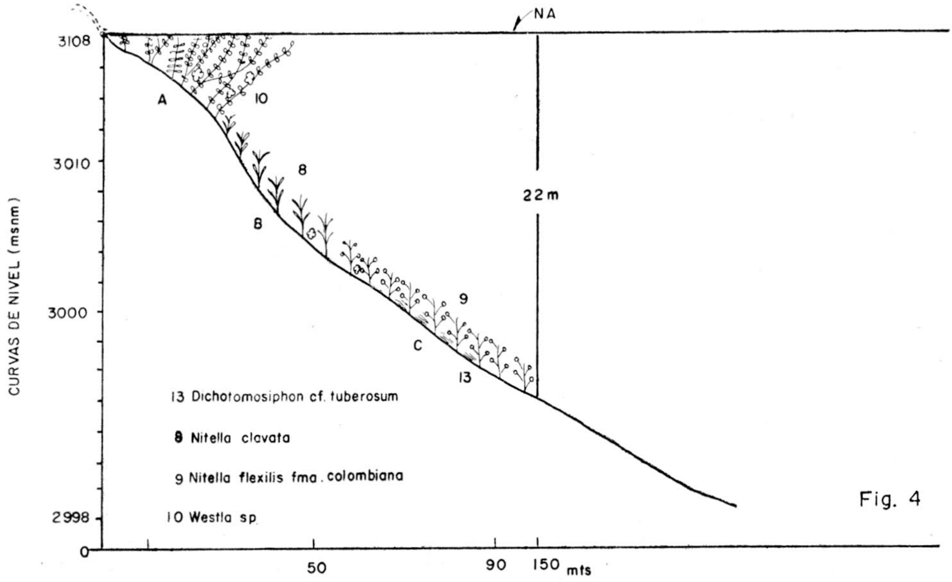

NA
3108
3010
3000
2998
0
CURVAS DE NIVEL (msnm)
A
B
C
10
8
9
13
22m
13 Dichotomosiphon cf. tuberosum
8 Nitella clavata
9 Nitella flexilis fma. colombiana
10 Westla sp.
50
90
150 mts

Fig. 4

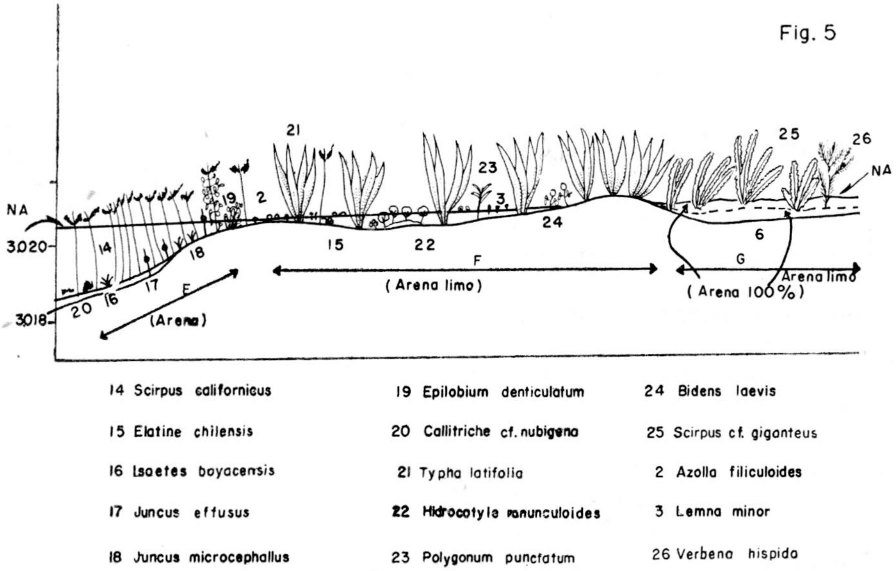

NA
3,020
3,018
21
19
2
23
3
25
26
14
18
17
20
16
E
(Arena)
15
22
24
F
(Arena limo)
6
G
Arena limo
(Arena 100%)
14 Scirpus californicus
15 Elatine chilensis
16 Isoetes boyacensis
17 Juncus effusus
18 Juncus microcephallus
19 Epilobium denticulatum
20 Callitriche cf. nubigena
21 Typha latifolia
22 Hidrocotyle ranunculoides
23 Polygonum punctatum
24 Bidens laevis
25 Scirpus cf. giganteus
2 Azolla filiculoides
3 Lemna minor
26 Verbena hispida

Fig. 5

FIGURA 4. Perfil de Asociación Nitelletum clavatae (B). Asociación Nitelletum flexilis (C). Lugar: Extremo cerro "El Organo". Dirección: E - W.

FIGURA 5. Perfil de vegetación de ribera. E. Asociación Junco microcephali - Scirpetum californicae. F. Asociación Epilobio denticulatae - Typhetum latifoliae. G. Asociación Verbeno hispidae - Scirpetum gigantei.

Ecología: Esta asociación empieza a aparecer en la medida en que el cambio en profundidad se hace drástico; su rango varía entre 8 y 12 metros. El sustrato en que se encuentra es franco-limoso. La forma de crecimiento es densamente agrupada y es probable que para su establecimiento influya la aparente independencia al factor lumínico, puesto que hacia la orilla del lago (profundidad menor) son comunes acompañantes *Elodea canadensis* y *Potamogeton illinoiensis*. Comportamiento similar debe presentar en la vegetación de ribera **Polygono punctatae - Scirpion californici** donde se le suele encontrar debajo de compactos colchones de vegetación flotante *(Azolla filiculoides, Wolffia columbiana)*.

Asociación: *Nitelletum flexilis*.

Composición: La especie característica es *Nitella flexilis* var. *flexilis* forma *colombiana*; como acompañante solo se registró *Westla* sp.

Ecología: Se establece entre 16 y 22 metros de profundidad. Crece en grupitos aislados. El sustrato es franco-luminoso con ligero olor a eutroficación. Luego de los 20 metros de profundidad *Nitella flexilis* var. *flexilis* forma *colombiana* se encuentra totalmente decolorada.

Condiciones del sustrato: El sustrato sólido presenta un valor medio en cuanto a Nitrógeno total (0.3%), un bajo contenido en Materia Orgánica y en relación C/N. El Fósforo disponible es reducido, pero el suministro de nutrientes es alto. La relación porcentual de bases indica una deficiencia de Magnesio. Textualmente es franco-limoso y el pH (5.4) ácido. En el agua los valores para los elementos principales (Mg, N, P) son muy bajos; el más alto y característico es el del Ca (28 g. por litro); el pH es de 8.

Vegetación flotante ("Camalotales" sensu Cabrera 1949, 1964).

Lemno-Azolletum filiculoides (Braun-Blanquet 1952) Segal 1965. (Tabla 7).

Por lo regular se establece en grandes manchas en zonas aledañas a las desembocaduras de ríos y quebradas. El fondo (sustrato) es completamente cenagoso y el oleaje suave. Los componentes retienen material de acarreo; lentamente forman su suelo y penetran en el espejo de agua. Las especies dominantes son *Bidens laevis, Azolla filiculoides, Lemna minor* y *Wolffia columbiana*.

Vegetación de ribera.

Polygono punctatae - Scirpion californici all. nov. (Tablas 5, 8).

Asociaciones: *Junco microcephali-Scirpetum californicae* (ass. tipica)
Epilobio denticulate-Typhetum latifoliae
Verbeno hispidae-Scirpetum gigantei

Composición: Las especies características son *Scirpus californicus, Typha latifolia, Polygonum punctatum* y *Juncus effusus.* Las especies diferenciales de asociaciones son *Crassula paludosa* e *Hydrocotyle ranunculoides.*

Ecología: La vegetación de ribera **Polygono punctatae - Scirpion californici** constituye el cordón vegetal que circunda la totalidad del lago; solo desaparece en algunos lugares como en el Noreste del túnel donde el sustrato es rocoso.

Asociación *Junco microcephali-Scirpetum californicae* ass. nov.

Composición: El número de especies por levantamiento fluctúa entre 8 y 12. Entre las especies características figuran *Callitriche nubigena, Juncus microcephallus, Myriophyllum brasiliense, Ranunculus nubigens, Ludwigia inclinata.* Un elemento propio de la vegetación sumergida, *Myriophyllum elatinoides,* alcanza valores notables en la cobertura-dominancia y está claramente asociado con *Scirpus* en sitios arenosos. Las especies acompañantes son *Cortaderia bifida,* la cual puede transgredir su límite habitual y hacerse dominante (facies) en zonas turbosas, *Ludwigia repens* y *Gratiola peruviana.*

Ecología: Arraiga preferentemente en playas arenosas sometidas a fuerte oleaje. *Scirpus californicus* es el primer colonizador de estos ambientes y en sus fases iniciales forma "sociedades puras" que pueden penetrar considerablemente en el espejo de agua, alcanza hasta 2.5 m de altura y está provista de rizomas fuertes que se ramifican simpodialmente y originan tallos aéreos áfilos. Este tipo de vegetación desempeña un importante papel limnológico por la densidad y variedad del perifiton observado, al tiempo que es utilizado por las aves acuáticas para la construcción de sus nidos. La asociación está florística y ecológicamente muy relacionada con la *Epilobio denticulatae - Typhetum latifoliae,* aunque es clara su posición pionera en el aspecto sucesional sobre estos ambientes.

Condiciones del sustrato: Las características químicas del sustrato son de una extrema pobreza: muy bajo contenido de Nitrógeno total (0.09%) y de Carbono Orgánico (0.4%). La capacidad de suministro de sales nutrientes es mínima y se acentúa la deficiencia para el Magnesio (0.1%) y el Potasio (0.06%), el pH es 5.3. Texturalmente el sustrato varía de franco-limoso a franco-arenoso. Puede catalogarse como un estado pre-oligotrófico en el proceso sucesional sobre ribera.

Asociación: *Epilobio denticulatae-Typhetum latifoliae* ass. nov. (Tablas 5, 8.)

Composición: El número de especies varía entre 7 y 13; entre las características se registran *Elatina chilensis, Epilobium denticulatum* y *Rumex* *obtusifolius*. Como acompañantes se encuentran *Azolla filiculoides* (la cual a su vez constituye otra asociación aparte), *Eleocharis palustris*, *Gratiola peruviana* y *Oenothera multicaulis*. Esporádicamente algunas especies de asociaciones continentales cercanas pueden entremezclarse, tal es el caso de *Hypericum laricifolium*, *Cotula coronopifolia*, *Solanum nigrum* y *Conyza uliginosa*.

Ecología: Esta asociación domina cuando el sustrato se hace cenagoso y por ello no penetra considerablemente en el espejo de agua. Se caracteriza por su avance hacia el continente y en ocasiones se encuentra sobre suelos turbosos de los cuales seguramente ha sido precursora. En los sitios en los cuales arraiga hay fuerte olor a material vegetal en descomposición. La acelerada reproducción vegetativa y la biotipología le permiten a *Typha latifolia* dominar y controlar a las especies asociadas.

Las calidades físico-químicas del sustrato, así como la forma de agruparse en determinados sitios, la sitúan como especie secundaria en el proceso sucesional y seguramente aprovecha el mejoramiento del sustrato que efectúa *Scirpus californicus*.

Condiciones del sustrato: El análisis químico muestra que en los sitios donde se establece este tipo de vegetación existe un contenido medio de Nitrógeno total (0.3%) mientras que en el contenido de Materia Orgánica es de 1.7%. La relación C/N es baja y se presenta una buena disponibilidad de nutrientes en el suelo, excepto Fósforo. La relación porcentual de bases, Ca, Mg y K, indica un bajo contenido de Magnesio; el pH es 5.5.

Epilobio denticulatae-Typhetum latifoliae muestra preferencia por sustrato franco-limoso y, comparativamente con las restantes asociaciones de ribera es la que presenta valores más altos en las condiciones de nutrientes ya que ocupa terrenos inicialmente colonizados por *Scirpus californicus*. Las apreciaciones sociológicas y ecológicas y los factores físico-químicos del sustrato permiten considerarla como la "fase distrófica" en el proceso sucesional ribereño.

Asociación: *Verbeno hispidae-Scirpetum gigantei* ass. nov. (Fig. 5).

Composición: El número de especies fluctúa entre 8 y 13. Es una asociación muy local, únicamente registrada en el costado Este (Cerro El Organo) y en la parte Sur (Península de Suse y vereda La Puerta). Entre las especies características figuran *Verbena hispida*, *Lachemilla aphanoides* y *Holcus lanatus*. La especie dominante *Scirpus giganteus* presenta valores de abundancia-cobertura muy altos (aproximadamente 100% de cobertura). Como especies acompañantes se registraron *Juncus capillaceus*, *Juncus bufonius* y *Mimulus glabratus*.

Ecología: Su área de distribución es reducida, reemplaza a *Junco microcephali-Scirpetum californicae* en sitios en los cuales el sustrato presenta dos horizontes bien definidos; el primero de arena blanca (100%) y el segundo franco-arenoso con un contenido de nutrientes parecido al de la asociación *Epilobio denticulatae-Typhetum latifoliae*. En la totalidad de los "stands", la especie dominante forma sociedades cerradas; sin embargo, por el continuo lavado de la capa superior del sustrato se crean en algunos sitios condiciones favorables para la invasión y colonización por parte de *Typha latifolia* y especies asociadas.

Condiciones del sustrato: La particularidad de los sitios en que se establece, se refleja en los resultados del análisis físico-químico. El primer horizonte es de "arena" en el 100% y las condiciones en nutrientes son extremadamente pobres al punto de no obtenerse resultado positivo alguno en cuanto a Nitrógeno total, Materia Orgánica y Fósforo disponible. En el segundo horizonte se nota un cambio que explica la causa del arraigo de vegetación; el contenido de N total, 0.4%, es alto al igual que la relación C/N. La materia orgánica es baja lo mismo que la disponibilidad de Fósforo. Aunque hay suministro adecuado de nutrientes, las cantidades de Magnesio y Potasio son bajas. El tipo textural es franco-arenoso y el pH 4.5, es muy ácido. Al ser invadida por *Typha latifolia*, la asociación resultante puede considerarse como una "fase eutrófica" en el proceso de sucesión.

DISCUSION Y COMENTARIOS

La vegetación acuática sumergida, principalmente *Myriophyllo elatinoides-Potamion illinoiensis*, presenta dos zonas definidas en cuanto a su establecimiento: en las partes menos profundas con oleaje suave (Llanos de Aquitania, por ejemplo), domina *Najo guadeloupensis-Elodetum canadensis*, la cual se hace emergente en determinados sitios y puede considerarse como precursora de procesos de terrización; en las partes profundas en donde se alcanza la forma de copa (batea) muy cerca de la orilla con oleaje de moderado a fuerte arraiga preferentemente *Myriophyllo elatinoides-Potametum illinoiensis*. Esta asociación también se encuentra en la laguna La Guitarra, en el Nevado del Sumapaz a 3.425 m (Cleef, comunicación personal).

De las especies características de la vegetación sumergida, *Myriophyllum elatinoides* es probablemente el primer colonizador sobre sustratos pedregosos-arenosos. La agresiva capacidad de enraizamiento (penetra por las fisuras de las rocas), así como su reducida superficie de exposición le protegen del oleaje y del continuo depósito de granos de arena en sus hojas.

El segundo colonizador debe ser *Potamogeton illinoiensis*. Cuando aumenta el material transportado por los ríos y riachuelos que desembocan en el lago y con ello se eleva el contenido de materia orgánica y material sedimentable, el proceso sucesional o de maduración sobre ambientes lénticos avanza y empieza a dominar *Elodea canadensis* y *Najas* aff. *guadeloupensis*.

Myriophyllo elatinoides - Potametion illinoiensis es vicariante altitudinal de la alianza **Potameto (asplundii - berteroani) - Myriophyllum elatinoides** descrita por Cleef (1980), de la cual difiere por la presencia de *Eleocharis acicularis*, de las dos especies de *Potamogeton*, y por la dominancia de *Myriophyllum elatinoides*.

La vegetación de ribera, **Polygono punctatae-Scirpion califonici**, se distribuye ampliamente por las orillas del lago y florísticamente está caracterizada por dos destacados elementos: *Scirpus californicus* ("Junco redondo") y *Typha latifolia*.

La primera especie en la asociación *Junco microcephali-Scirpetum californicae* constituye, en los sitios en donde se establece la fase preoligotrófica en el proceso de maduración mientras que *Typha latifolia* en la *Epilobio denticulatae-Typhetum latifoliae* caracteriza la fase distrófica. Estas condiciones ecológicas encontradas en la vegetación de ribera coinciden bastante con las reportadas por Oliver (1961).

En la clasificación morfoecológica de Den Hartog & Segal (1964) la gran mayoría de los componentes del **Polygono punctatae-Scirpion californici** no pertenecen a la Clase *Hydrophyta*, pero en cambio en el sistema propuesto por Danserau (In Cain & Castro, 1971) se asimilan a las categorías *Helophyta* e *Hidrophyta* radicantia emersa junciformia. Las asociaciones estrictamente acuáticas (sensu Den Hartog & Segal, 1964) reconocidas en este trabajo, se clasifican en el sistema propuesto por estos autores, así:

A. Pleustophyticas (flotantes, libres):

Clase Lemnetea Koch & Tuxen, 1954.

Lemno-Azolletum filiculoides (Braun-Blanquet, 1952) Segal, 1965. Nota: Aunque en nuestro estudio *Azolla filiculoides*, *Lemna minor*, *Ricciocarpus natans* y *Wolffia columbiana* se encuentran en varias asociaciones, creemos que solamente en los "camalotales" (vegetación flotante) se cumplen las condiciones de Clase y Asociación propuestas.

B. Rizophyticas (arraigadas, enraizadas):

Clase Charetea Krausch, 1964
Orden Charetalia Sauer, 1937

Nitellion clavatae-flexilis Rangel & Aguirre Prov.
    Nitelletum clavatae ass. nov.
    Nitelletum flexilis
Clase Potametea Tuxen & Preising, 1942
  Orden Magnopotametalia Den Hartog & Segal 1964
    Myriophyllo elatinoides-Potamion illinoiensis all. nov.
    Myriophyllo elatinoides-Potametum illinoiensis ass. nov.
    Najo guadeloupensis-Elodetum canadensis ass. nov.

Las observaciones ecológicas y fitosociológicas, y las características físico-químicas del agua y del suelo, así como la acción del oleaje y la profundidad, permiten trazar un cuadro-compendio del fenómeno sucesional de la vegetación sumergida-emergente y de ribera en el Lago de Tota (Tabla 9).

TABLA 1

VALORES DE TEMPERATURA EN UN GRADIENTE DE PROFUNDIDAD (0 - 12 METROS) EN CUATRO (4) ESTACIONES DEL LAGO

Estación	*Playa Blanca* (S-W)		*Pozo Azul* (E) Lago Chico	*Punta Larga* (W)	*La Custodia* (S-E)
Oleaje	Fuerte		Suave	Fuerte	Moderado
Fecha	1-III-80		2-III-80	29-II-80	29-II-80
	Hora		Hora	Hora	Hora
	10 A.M.	13:30 P.M.	11 A.M.	10:30 A.M.	14:00 P.M.
Profundidad					
Superficial	16.5° C.	17.5° C.	17.5° C.	17.2° C.	17.0° C.
1 m.	16.0	17.5	17.2	16.5	17.0
2 m.	15.8	17.2	17.0	16.5	16.5
3 m.	15.5	17.2	16.9	16.5	16.5
4 m.	15.5	17.1	16.8	16.2	16.5
5 m.	15.5	17.1	16.8	16.2	16.5
6 m.	15.5	16.9	16.2	16.0	16.5
8 m.	15.3	16.9	16.0	16.1	16.5
10 m.	15.2	17.0	16.0	16.0	16.2
12 m.	15.1	17.0	16.0	16.0	16.1

TABLA 2

VEGETACION SUMERGIDA EN EL LAGO DE TOTA. PRESENCIA Y ABUNDANCIA - DOMINANCIA SEGUN BRAUN BLANQUET (1950) BASADA EN AGUIRRE & RANGEL, 1976.

Asociación No.	1	2	3	4
No. de levantamientos	15	7	12	10
Promedio de especies por levantamiento.	6	5	3	2
Especies características del Najo guadeloupensis - Elodetum canadensis (1)				
Elodea canadensis	V (4)		I (.)	
Najas aff. guadeloupensis	V (2)		I (.)	
Spyrogyra sp.	III (+)			
Myriophyllum brasiliense	II (+)			
Especies características del Myriophyllo elatinoides- - Potametum illinoiensis (2)				
Cylindrocapsa sp.		IV (1)		
Isoetes boyacensis		IV (+)		
Lilaeopsis schaffneriana		II (+)		
Drepanocladus exannulatus		I (+)		
Especies características y diferenciales del Myriophyllo elatinoides - Potamion - illinoiensis				
Potamogeton illinoiensis	IV (2)	V (4)	II (+)	
Myriophyllum elatinoides	III (1)	V (2)	I (+)	
Crassula paludosa	II (+)	III (+)		
Callitriche cf. nubigena	I (+)	III (+)		
Especies características del Nitelletum clavatae (3)				
Nitella clavata			V (3)	
Especies características del Nitelletum flexilis (4)				
Nitella flexilis				V (3)
Especies diferenciales y acompañantes del Nitellion - clavatae flexilis				
Dichotomosiphon cf. tuberosum			I (.)	
Calotrix sp.			I (.)	
Westella sp.				I (.)

TABLA 3

ANALISIS FISICO-QUIMICO DEL SUSTRATO: VEGETACION SUMERGIDA Y DE RIBERA

Asociación/Taxa dominantes	*pH*	*P*	*N*	*C*	*C/N*	*ccc*	*Ca*	*Mg*	*K*	*Na*	*Saturación Total %*	*Ar.*	*Lim.*	*Arc.*
		Kg/ha	*%*	*%*			*m. e.*	*100*	*g*				*%*	
Potamogeton illinoiensis - Myriophyllum elatinoides	5.1	28.9	1.03	10.8	10.5	80.2	29.1	6.9	0.4	0.2	45.9	54	34	12
													Franco-arenoso	
Nitella flexilis flex. fma colombiana	5.4	5.1	0.3	1.8	5.4	23.2	6.2	0.4	0.3	0.2	30.6	26	60	14
													Franco-limoso	
Scirpus californicus	5.3	5.8	0.091	0.4	4.1	7.0	2.0	0.1	0.06	0.08	31.8	22	72	6
													Franco-limoso	
Typha latifolia	5.5	12.8	0.3	1.7	6.3	19.4	6.2	0.7	0.2	0.2	37.4	22	68	10
													Franco-limoso	
Scirpus giganteus 1. Horiz.	6.35	—	—	—	—	4.0	0.4	0.03	0.03	0.1	12.2	100	—	—
													Arena	
Verbena híspida 2. Horiz.	4.5	16	0.4	4.9	12.2	24.1	5.0	0.2	0.13	0.08	22.5	58	40	2
													Franco-arenoso	

TABLA 4

ANALISIS QUIMICO DEL AGUA: VEGETACION SUMERGIDA
JULIO 18 DE 1976

Asociación/ Taxa dominantes	*pH*	*Alcalinidad mg/lt.* $CaCO_3$	*Dureza mg/lt.* $CaCO_3$	*Ca*	*Mg*	NH_4	*Nitritos*	NO^-_3 *mg/lt.*	CL^-	$SO_4^=$	$PO_4^=$
Elodea canadensis-Najas aff. guadalupensis	8.0	28	28	24	4	0.03	0.001	0.02	0.0	2	0.0
Potamogeton illinoiensis-Myriophyllum elatinoides	8.0	30	34	28	6	0.03	0.004	0.06	1.0	3	0.0
Nitella clavata-Nitella flexilis flexilis fma. colombiana	8.0	30	32	28	4	0.03	Trazas	—	0.0	2	0.0

TABLA 5

VEGETACION DE RIBERA EN EL LAGO DE TOTA. PRESENCIA Y ABUNDANCIA - DOMINANCIA SEGUN BRAUN BLANQUET (1950), BASADA EN AGUIRRE & RANGEL, 1976

POLYGONO PUNCTATAE - SCIRPION CALIFORNICI			
Asociación No.	1	2	3
Número de levantamientos	10	11	5
Promedio de especies por levantamiento	9	10	9
Especies características del Junco microcephali - Scirpetum californicae (1)			
Callitriche cf. nubigena	III (2)		
Juncus microcephallus	II (1)		
Myriophyllum brasiliense	II (+)		
Ludwigia aff. inclinata	II (+)		
Ranunculus nubigena	I (.)		
Especies características del Epilobio denticulatae - Typhetum latifoliae (2)			
Elatine chilensis		III (1)	
Epilobium denticulatum		III (+)	
Rumex obtusifolius		III (.)	
Especies características del Verbeno hispidae - Scirpetum gigantei (3)			
Scirpus cf. giganteus			V (4)
Verbena hispida			III (1)
Lachemilla aphanoides			III (1)
Holcus lanatus			III (+)

Especies características y diferenciales de asociación del Polygono punctatae - Scirpion californici			
Scirpus californicus	*V (5)*	IV (1)	III (+)
Typha latifolia	II (+)	*V (4)*	IV (4)
Polygonum punctatum	IV (1)	III (1)	IV (+)
Juncus effusus	II (1)	III (2)	IV (1)
Crassula paludosa	IV (2)	II (+)	I (.)
Hydrocotyle ranunculoides	II (+)	III (1)	III (2)
Otras especies características de orden, clase y acompañantes			
Gratiola peruviana	III (1)	II (1)	
Bidens laevis	II (+)	I (+)	
Ludwigia repens	II (1)	I (.)	
Cortaderia bifida	I (+)		
Eleocharis stenocarpa	I (.)		I (.)
Cotula coronopifolia		I (.)	
Relbunium ciliatum		I (.)	I (.)
Solanum nigrum		I (.)	
Conyza uliginosa		I (.)	I (.)
Oenothera multicaulis		I (.)	
Jaegeria hirta		I (.)	I (.)
Eupatorium epilobioides		I (.)	
Eleocharis palustris		I (.)	
Carex pichinchensis		I (.)	
Juncus capillaceus		I (.)	
Hypericum laricifolium		I (+)	I (.)
Polygonum hygropiperoides		I (.)	
Plantago australis		I (.)	
Juncus bufonius			I (.)
Phytolacca bogotensis			I (.)
Mimulus glabratus			I (.)
Vasquezia anemonifolia			I (.)
Juncus bruneus			I (.)
Ranunculus flagelliformis			I (.)

TABLA 6

ESPECTRO BIOTIPOLOGICO DE LA VEGETACION ACUATICA SUMERGIDA, EMERGENTE Y DE RIBERA EN EL LAGO DE TOTA

HELOPHYTAS (Danserau, 1945)

Typha latifolia
Polygonum punctatum
Cotula coronopifolia
Phytolacca bogotensis
Ludwigia aff. inclinata
Galinsoga hispida
Epilobium denticulatum
Rumex obtusifolius
Ranunculus nubigens
Oenothera multicaulis
Seigesbeckia jorullensis
Bidens laevis
Spilanthes americana
Eupatorium denticulatum
Plagiocheilus bogotensis
Hydrocotyle ranunculoides

HYDROPHYTAS

Natantia (Dans.): Acropleustrophytos Lemnide (Luther - Durietz)

Lemna minor
Azolla filiculoides
Wolffia columbiana
Ricciocarpus natans

Radicantia (Dans.): Rhyzophyto .(Luther - in Den Hartog & Segal, 1964)

Emersa Junciformia (Dans.)

Juncus bruneus
Scirpus californicus
Eleocharis palustris
Juncus microcephallus
Juncus densiflorus
Juncus capillaceus
Eleocharis aff. sellowiana
Juncus effusus
Juncus bufonius
Eleocharis stenocarpa

Emersa Nimphoidea (Dans.): *Batrachida* (Durietz, 1930)

Ranunculus flagelliformis
Callitriche cf. nubigena
Potamogeton natans (Nimphoida)
Myriophyllum elatinoides (Myriophylida)

Emersa Foliacea (Dans.): *Batrachida* (Durietz)

Ludwigia (Jussiaea) repens - Mimulus glabratus

Submersa Rosulata: Isoetida (Durietz)

Isoetes boyacensis - Lilaeopsis schaffneriana

Submersa Vittata: Elodeida (Durietz)

Crassula paludosa Elatine chilensis - Najas aff. guadalupensis
Potamogeton illinoiensis Elodea canadensis
Myriophyllum brasiliense (Myriophylida)

Adnata (Dans.): Rhyzophyto ceratophyllida (Luther, Durietz)

Nitella flexilis, flexilis fma. colombiana
Nitella clavata

Bentopleustophyto (Luther)

Drepanocladus exannulatus
Cylindrocapsa sp.
Dichotomosiphon cf. tuberosus

TABLA 7

VEGETACION FLOTANTE: LEMNO AZOLLETUM FILICULOIDES EN EL LAGO DE TOTA. BASADA EN AGUIRRE & RANGEL, 1976

Lemno - Azolletum filiculoides

(Braun - Blanquet, 1952) Segal, 1965	
No. promedio de especies	3
No. de levantamientos	15

Especies características y acompañantes

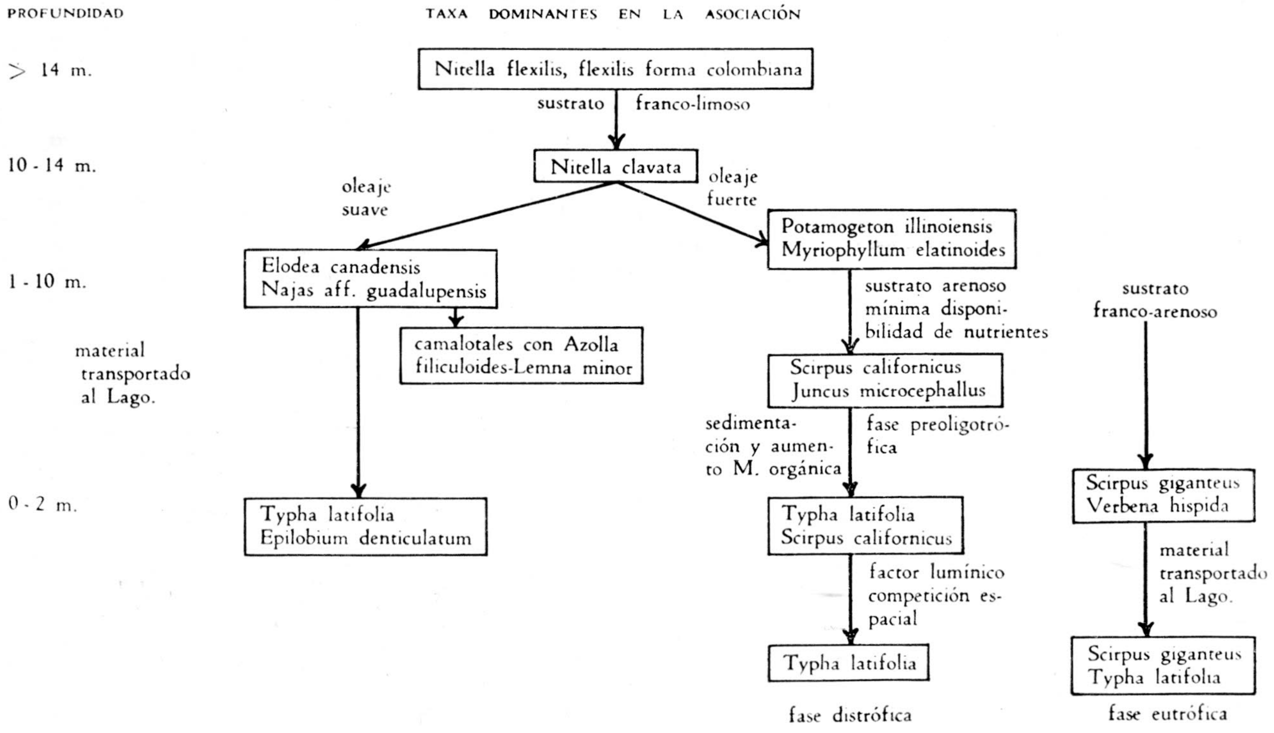
Azolla filiculoides	IV (3)
Ricciocarpus natans	III (2)
Wolffia columbiana	II (2)
Lemna minor	I (1)
Bidens laevis	I (2)

TABLA 8

COMPOSICION FLORISTICA Y ABUNDANCIA - COBERTURA DE LOS LEVANTAMIENTOS TIPICOS DEL POLYGONO PUNCTATAE - SCIRPION CALIFORNICI

Junco microcephali - Scirpetum californicae	
No. de levantamientos:	10
Localidad típica:	Sur - este del Cerro "El Organo".
Scirpus californicus	5.5
Polygonum punctatum	3.2
Crassula paludosa	3.3
Juncus effusus	1.1
Callitriche nubigena	1.1
Gratiola peruviana	3.1
Juncus microcephallus	2.2
Ludwigia repens	2.1
Ranunculus nubigens	1.1
Myriophyllum brasiliense	1.1
Epilobio denticulatae - Typhetum latifoliae	
Número de levantamientos:	11
Localidad típica:	Llanos de Aquitania.
Typha latifolia	5.5
Epilobium denticulatum	1.1
Elatine chilensis	1.1
Rumex obtusifolius	1.1
Polygonum punctatum	1.1
Hydrcotyle ranunculoides	3.2
Crassula paludosa	2.1
Bidens laevis	1.1
Juncus effusus	2.2
Eupatorium epilobioides	2.1
Oenothera multicaulis	2.1
Verbeno hispidae - Scirpetum gigantei	
Número de levantamientos:	5
Localidad típica:	Península de Susacá.
Scirpus giganteus	5.5
Hydrocotyle ranunculoides	4.2
Polygonum punctatum	2.1
Verbena hispida	2.1
Epilobium denticulatum	1.1
Lachemilla aphanoides	3.2
Juncus effusus	3.2
Plantago australis	1.1
Phytolacca bogotensis	1.1
Eleocharis stenocarpa	2.1

TABLA 9: ESQUEMA HIPOTETICO DE LA SUCESION DE LA VEGETACION SUMERGIDA Y DE RIBERA EN EL LAGO DE TOTA


PROFUNDIDAD
TAXA DOMINANTES EN LA ASOCIACIÓN
> 14 m.
Nitella flexilis, flexilis forma colombiana
sustrato franco-limoso
10 - 14 m.
Nitella clavata
oleaje suave
oleaje fuerte
1 - 10 m.
Elodea canadensis
Najas aff. guadalupensis
Potamogeton illinoiensis
Myriophyllum elatinoides
camalotales con Azolla filiculoides-Lemna minor
material transportado al Lago.
sustrato arenoso mínima disponibilidad de nutrientes
sustrato franco-arenoso
Scirpus californicus
Juncus microcephallus
sedimentación y aumento M. orgánica
fase preoligotrófica
0 - 2 m.
Typha latifolia
Epilobium denticulatum
Typha latifolia
Scirpus californicus
Scirpus giganteus
Verbena hispida
factor lumínico competición espacial
material transportado al Lago.
Typha latifolia
Scirpus giganteus
Typha latifolia
fase distrófica
fase eutrófica

AGRADECIMIENTOS

El Fondo Nacional de Proyectos para el Desarrollo (FONADE), el Instituto de los Recursos Naturales Renovables (INDERENA) y la Universidad Nacional de Colombia (Facultad de Ciencias, Departamento de Biología e Instituto de Ciencias Naturales) brindaron el apoyo institucional para la realización de las labores de campo en 1976 y 1980. Los Profesores E. Forero Ph. D. y Santiago Díaz P. amablemente leyeron y comentaron el manuscrito. Los Profesores Gustavo Lozano C. (COL) y Antoine M. Cleef (U) con sus críticas y sugerencias continuas han aportado valiosos elementos para la presentación y discusión del trabajo. La señora Eugenia de Brieva elaboró las ilustraciones.

REFERENCIAS

ACERÍAS PAZ DEL RÍO - Inderena. 1971. Levantamiento batimétrico del Lago de Tota. Mapa a escala 1:25.000, Bogotá.

AGUIRRE, C. J. & O. RANGEL CH. 1976. Estudio ecológico y fitosociológico de las comunidades acuáticas macroscópicas y continentales del Lago de Tota y alrededores. Tesis. Universidad Nacional.

BARKMAN, J., J. MORAVEC & S. RAUSCHER. 1976. Code of phytosociological nomenclature. Vegetatio, **32** (3): 131-185.

BRAUN-BLANQUET, J. 1950. Sociología vegetal. ACME. Buenos Aires.

— 1979. Fitosociología (Bases para el estudio de las comunidades vegetales). Edit. Blume. Madrid.

CABRERA, A. L. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata. Ministerio de Agricultura y Cría. Buenos Aires, Argentina. Pub. Técnicas, **51:** 270-375.

— 1964. Las plantas acuáticas. Edit. Universitaria, Buenos Aires. 95 pp.

CAÍN, S. & G. CASTRO. 1971. Manual of vegetation analysis. Harper Brother Publishers, New York. 325 pp.

CLEEF, A. M. 1980. The vegetation of the Paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae. (J. Cramer) Vaduz.

CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Col. Cs. Ex. Fís. Nat., **10** (40): 221-264.

DEN HARTOG, C. & S. SEGAL. 1964. A new classification of the water-plant comunities. Acta Bot. Neerl., **13:** 367-393.

DURIETZ, E. G. 1930. Vegetations forschung auf soziations analytischer Grundlage. Abderhalden. Handb. Biol. Arbeitsmeth, **11** (5): 293-480.

GROOSE, E. 1928. Informe geológico sobre la Hoya de la Laguna de Tota (Boyacá). Compendio de estudios geológicos oficiales de Colombia, III: 233-248.

MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLEMBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Willey and Sons.

OLIVER, S. 1961. Estudios limnológicos en la Laguna Vitel. Agro, año III, (6): 5-128.

PÉREZ, P. A. 1973. Ordenación de la Cuenca Hidrográfica del Lago de Tota. División de Cuencas Hidrográficas. Inderena. 225 pp.

— 1976. Tota... más que un lago es un conflicto. Colección Indispensable, Grupo Piramidal, Bogotá. 135 pp.

RINGUELET, R. 1962. Ecología acuática continental. Eudeba, Argentina. 158 pp.